Aus der Abteilung Physiologische Ökologie am Institut für Biologie III (Lehrstuhl Zoophysiologie) der Universität Tübingen

Temperaturregulation und Sauerstoffverbrauch beim Senegal- und Zwerggalago *[Galago senegalensis, Galago (Galagoides) demidovii]*[1])

von

H.-J. DOBLER

Einleitung

Galagos bewohnen Afrika südlich der Sahara von 13° Nord bis 27° Süd. Das Gebiet umfaßt mehrere Vegetationszonen (Baum-Buschsavanne, tropischer Regenwald) mit unterschiedlichen klimatischen Bedingungen. Hoesch & Niethammer (1940) sowie Bearder (1969) geben für den Lebensraum des Senegalgalago (Savannenbereiche) extreme Temperaturschwankungen von −8 bis +37°C an. Der Zwerggalago (*G. demidovii*) lebt dagegen in den tropischen Waldgebieten vom Rift Valley bis an die Guinea-Küste unter gleichmäßigeren Temperaturbedingungen. Die unterschiedlichen Lebensbedingungen ließen auch unterschiedliche Leistungen im Bereiche der Temperaturregulation und des Energiestoffwechsels erwarten. In der Literatur (Bearder & Doyle 1974; Doyle 1974; Sauer & Sauer 1963; Welker 1974) gibt es darüber nur wenige Hinweise. Eisentraut (1961) führte beim Senegalgalago Messungen der Körpertemperatur durch. Im Vergleich zum Schlanklori stellte er beim Galago ein gutes Regulationsvermögen und eine geringe tägliche Variation der Körpertemperatur fest. Bei *G. demidovii* fanden Hildwein (1972) und Hildwein & Goffart (1975) einen gegenüber dem gewichtsspezifischen Erwartungswert erniedrigten Basal-Stoffwechsel. Perret (1978) stellte bei *G. demidovii* eine jahreszeitliche Variation des Sauerstoffverbrauches im Zusammenhang mit dem Sexualzyklus fest.

In der vorliegenden Arbeit wurde unter verschiedenen Temperaturbedingungen die Regulation der Körpertemperatur, der Sauerstoffverbrauch und das thermoregulatorische Verhalten der beiden Galago-Arten untersucht. Die erfolgreiche Aufzucht neugeborener Galagos brachte erstmals Aufschluß über die postnatale Entwicklung der Temperaturregulation.

---

[1]) Die Arbeit ist Teil einer Dissertation an der Universität Tübingen, 1978

Material und Methode

Für die Versuche standen 18 Galagos zur Verfügung. Soweit an den lebenden Tieren feststellbar, handelte es sich um 1 *G. s. senegalensis* (♂), 14 *G. s. moholi* (10 ♂ + 4 ♀) und 3 *G. demidovii* (3 ♀). Das genaue Alter war in keinem Fall bekannt. 7 Moholi-Galagos kamen im Verlauf dieser Arbeit zur Welt.

Der Senegalgalago wurde einzeln, die Moholi- und Zwerggalagos paarweise oder in Gruppen in Holzkäfigen (150 × 100 × 65 cm) in einem Konstantraum bei 26 ± 2°C (45 ± 10 % relative Feuchte) gehalten. Zur langfristigen Temperaturanpassung waren die Tiere in ihren Käfigen in Konstanträumen bei 20°C (55 ± 5 % relative Feuchte) bzw. bei 30°C (40 ± 5 % relative Feuchte) jeweils 2 Monate lang untergebracht. Sie waren einem LD-Wechsel von 13:11 Stunden ausgesetzt (D-Phase 19^{00} bis 6^{00}; L-Phase 40–60 Lux, D-Phase 0,1–0,4 Lux).

Die Fütterung mit Salat, Möhren, Äpfeln, Bananen und Mehlwürmern erfolgte zu unregelmäßigen Tageszeiten (Wasser ad lib.). Einmal wöchentlich wurde das normale Futter durch einen Brei aus Milch, Miluvit-Kindernahrung, Traubenzucker, Honig, Vitakalk, gemahlener Affendiät (Fa. Altromin), Vitaminen (Protovita) und Wasser ersetzt. Gelegentlich erhielten die Galagos auch Heuschrecken.

Das 24-Stunden-Muster der lokomotorischen Aktivität wurde an 2 Moholi-Galagos ermittelt. Die Versuchstiere lebten jeweils 6 Wochen in einem Wackelkäfig (90 × 45 × 60 cm), der in einem Konstantraum bei 26° C Umgebungstemperatur untergebracht war. Die ersten 3 Wochen dienten zur Eingewöhnung der Tiere. Als Maß für die lokomotorische Aktivität diente die Zahl der durch Käfigbewegungen pro 30 Minuten verursachten elektrischen Kontakte.

Die Messung der Rektaltemperatur erfolgte mit einem elektronischen Thermometer (Thermophil; Fa. Ultrakust; Meßgenauigkeit ± 0,2° C, Meßtiefe 20 mm; gegen Standard-Thermometer geeicht). Dazu wurden die Tiere aus ihren Haltungskäfigen herausgenommen; nur die Meßwerte, die innerhalb von 30 Sekunden nach Aufnahme der Tiere ermittelt werden konnten, wurden ausgewertet. Um die Schwankungen des täglichen Temperaturverlaufs zu erfassen, wurden die Werte für jede volle Stunde ermittelt (maximal 4 Messungen pro Tag, Mindestabstand zwischen den Messungen 3 Stunden). Die Oberflächentemperaturen wurden mit einem elektronischen Thermometer und mit einer speziellen Oberflächensonde (United Systems Corp., Model 581 C, Oberflächensonde 709 A, Meßgenauigkeit ± 0,1° C) ermittelt.

Der Sauerstoffverbrauch wurde jeweils in einem offenen System gemessen (Einzelheiten bei Weigold 1973). Das Versuchstier war in einer Atmungsküvette aus Plexiglas auf einem Gitterrost (Maschenweite 13 mm) über einer Schicht Paraffinöl, in der Urintropfen und Kot aufgefangen wurden, untergebracht. Küvette und Vergleichslufteingang befanden sich in einem Temperaturschrank (Ehret). Die Messungen an adulten Galagos und an Jungtieren (vom 4. Lebensmonat an) erfolgten in einer Küvette aus Plexiglasrohr (∅ 20 cm, Inhalt 6 000 cm^3) bei einem Luftdurchsatz von 27 l/h (STPD). Für neugeborene Galagos wurde eine Küvette mit 600 cm^3 bei einem Luftdurchsatz von 13,5 l/h (STPD), von der 4. Lebenswoche an eine Küvette mit 1 800 cm^3 Inhalt bei einem Luftdurchsatz von 22,5 l/h (STPD) verwendet. Die Berechnung des Sauerstoffverbrauchs erfolgte nach der Methode von Depocas & Hart (1957). Eine Korrektur bezüglich des CO_2-Gehaltes der Ausatmungsluft erfolgte nicht. Alle Angaben zum Sauerstoffverbrauch sind auf Standardbedingungen bezogen. Die ermittelten Stoffwechselwerte stellen den durchschnittlichen Sauerstoffverbrauch bei gegebener Umgebungstemperatur dar. Minimalwert bedeutet den in einem Versuch wenigstens über 30 Minuten (bei Versuchen mit Neugeborenen min-

destens über 5 Minuten) gehaltenen niedrigsten Sauerstoffverbrauch. Alle Stoffwechselversuche erfolgten während der täglichen Ruhephase. Die Versuchsdauer betrug bei adulten Tieren mindestens 4 Stunden, bei Jungtieren während der postnatalen Entwicklung 3 bzw. 4 mal 30 Minuten im Abstand von 30–45 Minuten. Vor und nach jedem Versuch ermittelte ich das Körpergewicht und die Rectaltemperatur. Mittel- und Extremwerte aller Versuchstiere: *G. s. senegalensis* 275 g, *G. s. moholi* 156 g (142–168), *G. demidovii* 68 g (65–71).

Das thermoregulatorische Verhalten konnte durch eine Sichtscheibe am Temperaturschrank während der Stoffwechselversuche beobachtet und protokolliert werden. Bei Versuchen mit extremen Umgebungstemperaturen wurde außerdem eine Infrarot-Fernsehkamera (Grundig, Typ FAE 70) eingesetzt. Die für den Sauerstoffverbrauch ermittelten Regressionsgeraden wurden nach der Methode der kleinsten Quadrate berechnet. Auf weitere methodische Einzelheiten wird an entsprechender Stelle eingegangen.

Abkürzungen:

KT = Körpertemperatur
UT = Umgebungstemperatur
LD = Licht-Dunkel-Wechsel
rF = relative Feuchte
KG = Körpergewicht
TNZ = thermische Neutralzone
KK = Korrelationskoeffizient
EWL = evaporativer Wasserverlust

Ergebnisse

Tagesgang der Körpertemperatur

Unter den Laborbedingungen beginnt die Aktivität etwa 30 Minuten vor dem Einsetzen der Dunkelheit. Der erste Aktivitätsgipfel entspricht dem Zeitraum, in dem die Tiere ihr Schlafhaus verlassen. Sie putzen sich und beginnen dann mit intensiver Futtersuche. Die Körpertemperatur steigt in diesem Zeitraum vom Tagesmittel (36,8 ± 0,5° C) auf 38,5 ± 0,3° C an (Abb. 1).

Das Aktogramm zeigt eine die ganze Nacht anhaltende lokomotorische Aktivität mit gelegentlichen Ruhepausen bis zu 1 Stunde. Die Körpertemperatur läßt dabei 3 Gipfel erkennen. Nach dem 1. Maximum gegen 19^{00} Uhr erfolgt zunächst ein Rückgang bis gegen 23^{00} Uhr. Um 24^{00} steigt die KT erneut um 1,5° C an und erreicht wiederum Werte über 38° C. Der 3. Gipfel liegt in der zweiten Nachthälfte. In den Morgenstunden sinkt die KT kontinuierlich ab und erreicht zwischen 6^{00} und 11^{00} vormittags 36,2 ± 0,5° C.

In Abb. 2 ist der tägliche Verlauf der Körpertemperatur aller 3 Galagoformen jeweils als Mittelwertskurve dargestellt (mindestens 5 Messungen für jede volle Stunde je Tier). Bei allen ist ein deutlicher Anstieg vom Niveau der täglichen Ruhetemperatur zur nächtlichen Aktivitätstemperatur feststellbar. Beim Senegalgalago beträgt die mittlere Ruhetemperatur 36,0 ± 0,4° C, die mittlere Aktivitätstemperatur 37,7 ± 0,2° C (Amplitude 1,7° C). Der Moholigalago hat eine durchschnittliche Ruhetemperatur von

36,8 ± 0,5°C und eine Aktivitätstemperatur von 37,9 ± 0,4°C (Amplitude 1,1°C). Der Zwerggalago weist mit 37,2 ± 0,3°C die höchste mittlere Ruhetemperatur und mit 0,6°C die geringste Differenz zwischen Tag- und Nachtwert auf. Am Ende der Aktivitätszeit fällt die KT bei den Senegalgalagos innerhalb von 1 Stunde maximal um 2°C ab. Bei *G. demidovii* bleibt dieser steile Temperaturabfall aus. Der große Senegalgalago erreicht sein Temperaturminimum gegen 8⁰⁰ Uhr, die kleineren Moholigalagos bereits 1 Stunde früher.

Um die Fähigkeit der Galagos zur langfristigen Anpassung der KT an hohe und niedere UT zu prüfen, wurden je 1 Paar Moholis 2 Monate lang bei

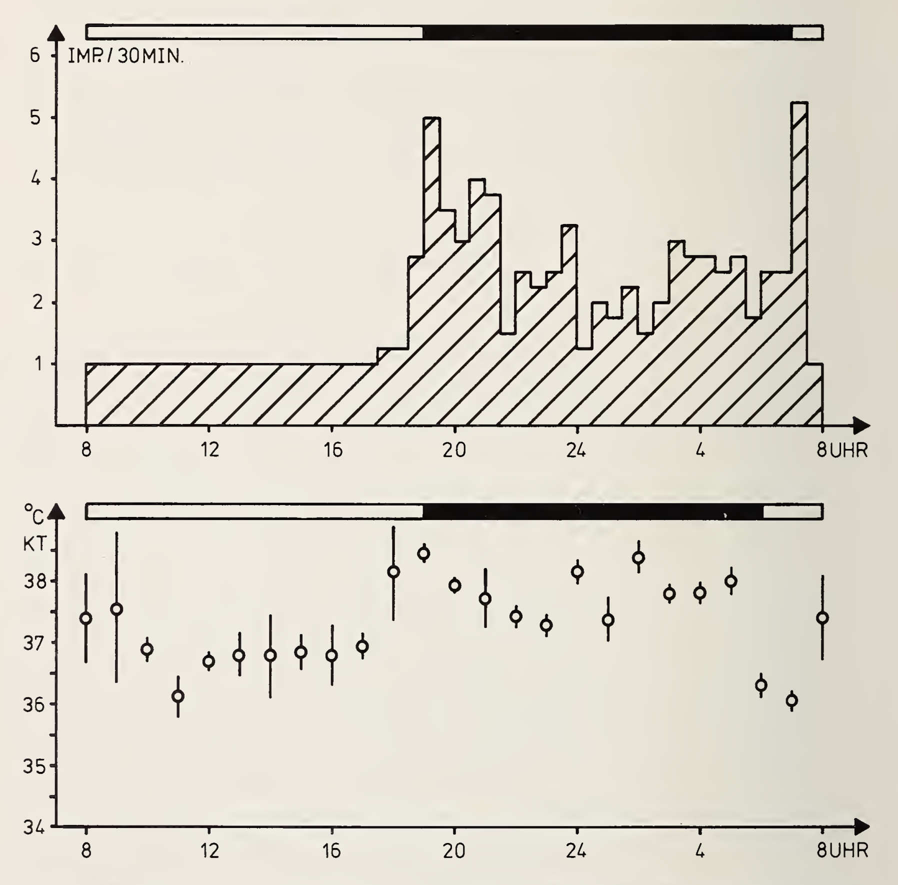


Abb. 1: Aktogramm (Mittelwerte von 2 Tieren, Versuchsdauer 20 Tage) und Tagesgang der Körpertemperatur ($\bar{x}$ ± S. D. von 5 Tieren, 3 Weibchen und 2 Männchen, mindestens 5 Messungen für jede volle Stunde) von *Galago senegalensis moholi* bei 26°C UT. Balken: Licht-Dunkel-Wechsel.

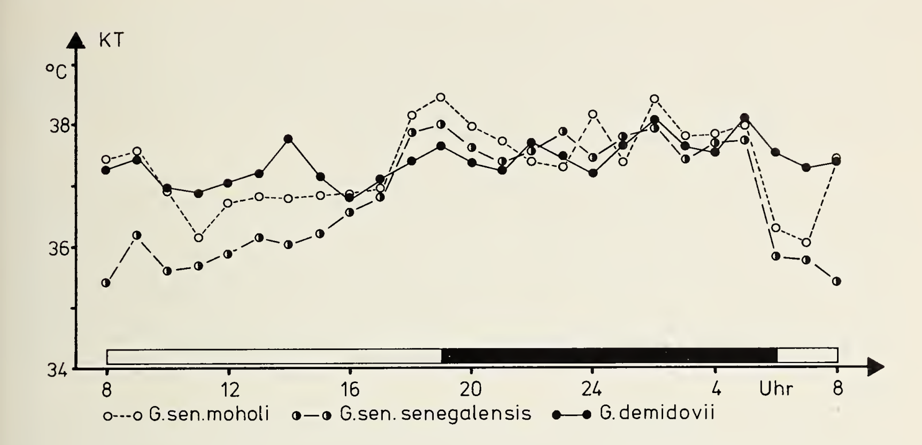


Abb. 2: Tagesgang der Rektaltemperatur (Mittelwertkurven) bei 5 *Galago senegalensis moholi* (3 ♂ + 2 ♀), 1 *Galago senegalensis senegalensis* (♂) und 3 *Galago demidovii* (3 ♀) bei 26° C UT (mindestens 5 Messungen für jede volle Stunde). Balken: Licht-Dunkel-Wechsel.

20° C bzw. 30° C gehalten. Dabei ergaben sich keine wesentlichen Unterschiede gegenüber den Vergleichstieren (26° C UT). Bei den an 20° C angepaßten Galagos sinkt die KT in der Ruhephase jedoch auf einen erniedrigten Durchschnittswert (36,4 ± 0,5° C) ab. Die Differenz zwischen mittlerer Ruhe- und Aktivitätstemperatur beträgt 1,4° C. Die mittleren Körpertemperaturen der bei 30° C angepaßten Tiere unterscheiden sich während der Ruhephase nicht von den unter Normalbedingungen ermittelten Werten. Die Tag-Nacht-Differenz beträgt hier 1,3° C (1,1° C bei UT 26° C). Demnach sind Galagos in der Lage, ihr tägliches Temperaturmuster auch unter langfristig veränderten Umgebungstemperaturen von 20 und 30° C konstant zu halten (Tab. 1).

Tabelle 1: Mittelwerte der Rektaltemperatur (°C) und S. D. bei allen untersuchten Galagos in Abhängigkeit von der UT.

Species	Senegal-galago	Zwerg-galago	Moholi-galago	Moholi-galago	Moholi-galago
Anzahl	1	3	5	2	2
UT (°C)	26	26	26	20	30
Ruhephase ($6–18^{00}$)	36,0 ±0,4	37,2 ±0,3	36,8 ±0,5	36,4 ±0,5	36,8 ±0,3
Aktivitätsphase ($19–5^{00}$)	37,7 ±0,3	37,8 ±0,3	37,9 ±0,4	37,7 ±0,5	38,1 ±0,5

Körpertemperaturen bei unterschiedlichen Umgebungsbedingungen

Mit welcher Genauigkeit die Galagos auch bei drastischen Veränderungen der Umgebungstemperatur ihre Körpertemperatur regulieren können, wurde am Senegal- und Moholigalago geprüft.

In einer ersten Versuchsserie wurde (vor und nach den Stoffwechselmessungen, Dauer mindestens 4 Stunden) bei Umgebungstemperaturen von 5°C bis 40°C die Rektaltemperatur ermittelt. Die Versuchstiere waren während der gesamten Belastungszeit in der Atmungsküvette. In einer weiteren Versuchsserie wurde deshalb bei Umgebungstemperaturen von 10°C bis 35°C an unbehinderten Galagos (in den normalen Haltungskäfigen) die KT gemessen (Dauer der jeweiligen Temperaturbelastung mindestens 4 Stunden). In Abb. 3 sind für jede Temperaturstufe die Mittelwerte für *G. s. senegalensis* und für *G. s. moholi* aus beiden Versuchsserien dargestellt.

Bei dem im Käfig gehaltenen Senegalgalago lagen die Rektaltemperaturen bis zu 35°C UT noch innerhalb des normalen Bereichs. Wurden die Messungen dagegen nach dem Aufenthalt in der Stoffwechselküvette durchgeführt, so war die Rektaltemperatur in den oberen Temperaturbereichen erhöht. Beim Moholigalago lagen die entsprechenden Werte bis 25°C UT noch an der unteren Grenze der Ruhetemperatur. Messungen nach den Stoffwechselversuchen ergaben bei UT über 25°C höhere Werte für die Körpertemperatur. Bei Umgebungstemperaturen über 35°C können die Tiere in der Atmungsküvette demnach ihre temperaturregulatorischen Fähigkeiten nicht mit gleicher Effizienz einsetzen wie im Haltungskäfig.

Sauerstoffverbrauch und Umgebungstemperatur

Thermische Neutralzone und Ruhestoffwechsel: Der Sauerstoffverbrauch wurde von 10°C bis 40°C UT ermittelt (Abb. 4). Der große Senegal-Galago (Einzeltier: 275 g) hat eine thermische Neutralzone von 28–34°C UT. In diesem Temperaturbereich beträgt der durchschnittliche O_2-Verbrauch 0,72 ml/g·h. Ein Minimalwert innerhalb der TNZ liegt mit 0,59 ml/g·h bei 32°C UT. Der höchste gemessene O_2-Verbrauch beträgt 1,59 ml/g·h (10°C UT). Unterhalb der unteren kritischen Temperatur (28°C) steigert der Galago seinen O_2-Verbrauch durchschnittlich um 0,04 ml O_2/g·h·°C.

Bei dem leichteren Moholi-Galago (mittleres Gewicht 156 g) reicht die thermische Neutralzone von 28 bis 35°C. In diesem Temperaturbereich beträgt der O_2-Verbrauch durchschnittlich 0,77 ml/g·h (Minimalwert 0,71 ml O_2/g·h bei 33°C UT). Unterhalb der TNZ (28°C) steigt der Sauerstoffverbrauch um 0,05 ml/g·h·°C.

Der Zwerggalago (Mittel 68 g) verbraucht im Bereich seiner thermischen Neutralzone (30–35°C) durchschnittlich 0,93 ml O_2/g·h (Minimalwert 0,91 ml O_2/g·h bei 35°C). Unterhalb der unteren kritischen Temperatur (30°C) steigert der Zwerggalago seinen Sauerstoffverbrauch um 0,065 ml O_2/g·h·°C.

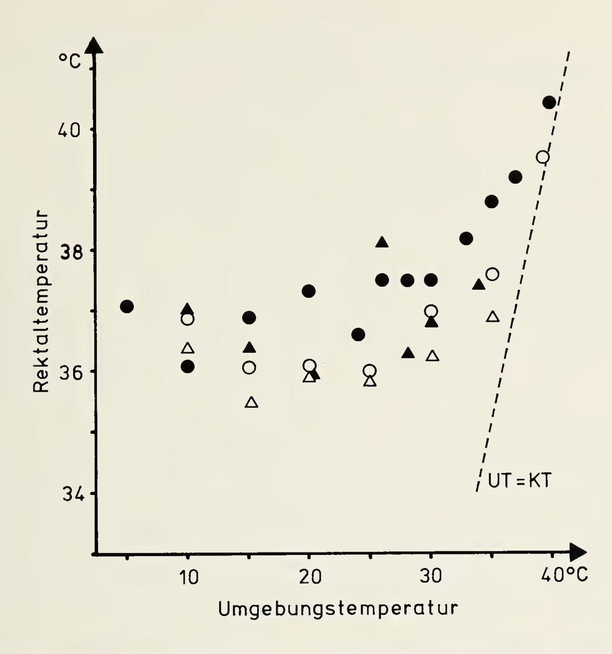


Abb. 3: Mittelwerte der Rektaltemperaturen (mindestens 4 Messungen pro Temperaturstufe) am Ende der Stoffwechselmessungen (schwarze Symbole) und bei unbehinderten Galagos (offene Symbole) in Abhängigkeit von der UT bei *G. s. senegalensis* (△) und bei *G. s. moholi* (○).

Da die Buschbabies ihre nächtliche Aktivität immer wieder stundenweise unterbrechen, gelang es, den O_2-Verbrauch auch in diesen „nächtlichen Ruhepausen" zu ermitteln. Entsprechend der höheren KT lag er beim Senegal- und Moholigalago 15–25% höher als in der täglichen Ruhephase. Beim Zwerggalago verlief die Anstiegsgerade deutlich steiler.

Die obere kritische Temperatur ist bei beiden Arten nahezu gleich (34 bzw 35° C). Gegenüber dem Senegal- und Moholi-Galago besitzt der Zwerggalago eine relativ enge TNZ; bei fallender UT reagiert er mit einem steileren Anstieg des Sauerstoffverbrauches als die beiden anderen.

Unterhalb der unteren kritischen Temperatur würde der Körper bei gleichbleibender Wärmebildung auskühlen. Sinkt die UT weiter, so muß der O_2-Verbrauch proportional zum Temperaturgefälle steigen. Die Steigung der Regressionsgeraden ist daher ein Maß für die Wirksamkeit der thermischen Isolation. Bei Senegal- und Moholigalago ist dieser Anstieg relativ flach. Der mittlere O_2-Verbrauch ist bei beiden etwa verdoppelt, wenn die UT 10°C erreicht, beim Zwerggalago dagegen auf das 2,5-fache des Minimalstoffwechsels angestiegen. Die Steigung der Geraden entspricht der „minimal thermal conductance". Sie beträgt beim Tagesstoffwechsel 0,04,

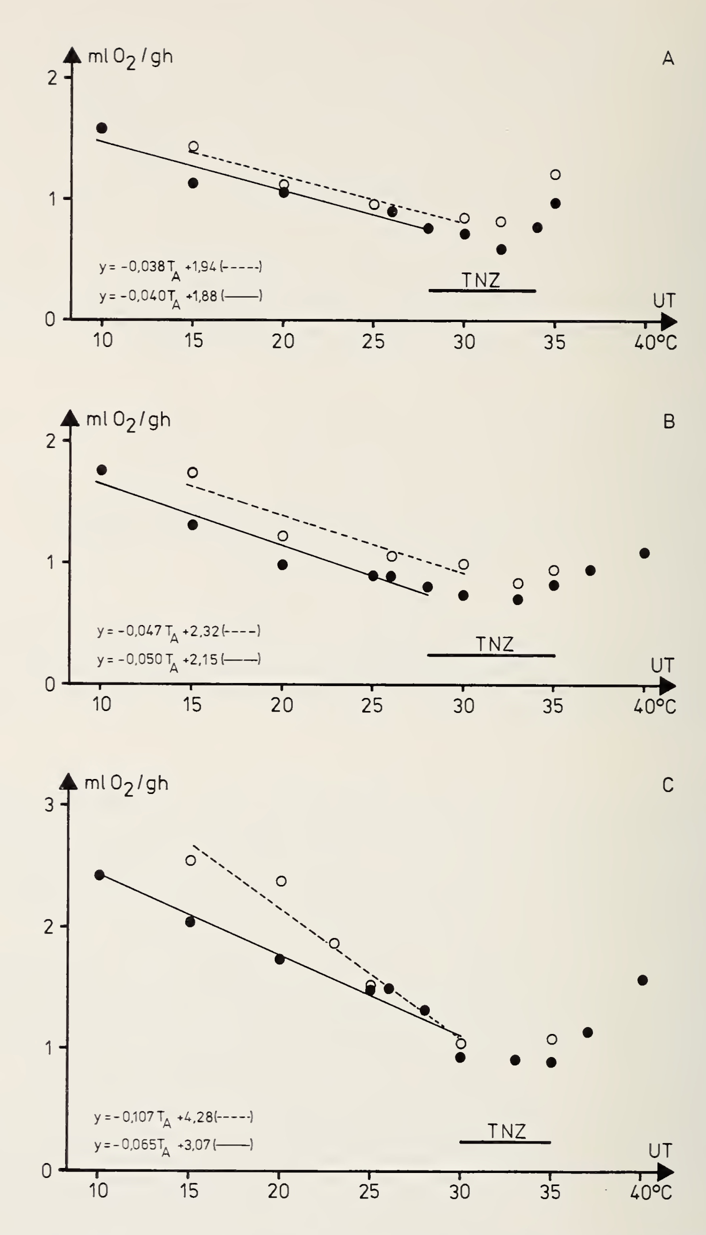


Abb. 4: O_2-Verbrauch bei verschiedenen Umgebungstemperaturen (Mittelwerte aus je 7 Messungen) bei 1 *G. s. senegalensis* (A), 5 *G. s. moholi* (B) und 3 *Galago demidovii* (C) während der täglichen Ruhephase (geschlossene Symbole) und während der nächtlichen Ruhepausen (offene Symbole). Eingezeichnet ist die Regressionsgerade für den O_2-Verbrauch unterhalb der unteren krit. UT.

0,05 und 0,065 ml $O_2/g \cdot h \cdot °C$. Nach der von Herreid & Kessel (1967) gegebenen Gleichung (ml $O_2/g \cdot h \cdot °C = 1{,}02 \times W^{-0{,}505}$) entsprechen diese Werte erst 66 %, 63 % und 54 % des Erwartungswertes.

Da die 3 Geraden in keinem Fall die Abszisse bei einem der tatsächlichen Körpertemperatur entsprechenden Wert schneiden, ist anzunehmen, daß die Galagos ihre Möglichkeiten zur thermischen Isolation bei der unteren kritischen Temperatur noch nicht maximal nutzen (Mc Nab 1970). Auch bei Umgebungstemperaturen oberhalb der TNZ steigt der Sauerstoffverbrauch des Zwerggalagos im Verhältnis zu Senegal- und Moholigalago am steilsten an, was die stärkste Belastung zum Ausdruck bringt.

Die 2-monatige Haltung der Senegal- und Moholigalagos bei 20 und 30° C UT hatte keinen wesentlichen Einfluß auf die Höhe der KT. Auch die tagesperiodischen Schwankungen blieben unter diesen Bedingungen erhalten. In Abb. 5 sind entsprechende Stoffwechselmessungen der an hohe und tiefe UT angepaßten Galagos im Vergleich zu den bei 26° C gehaltenen Tieren dargestellt. Die Werte lassen keine Niveauverschiebungen im thermisch neutralen Bereich erkennen. Auch die kritischen Temperaturen aller 3 Gruppen liegen dicht beisammen. Bei 10° C UT reagieren die hitze-ange-

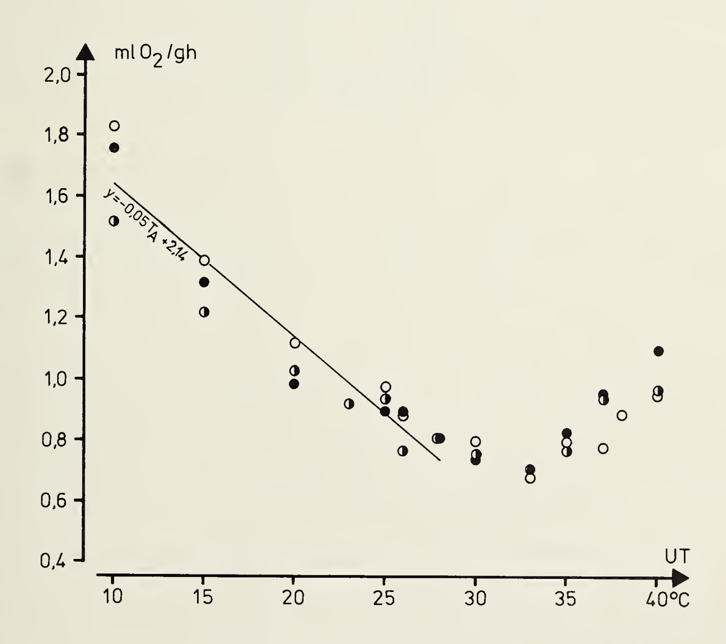


Abb. 5: O_2-Verbrauch von *G. s. moholi* nach langfristiger Anpassung an 20° C (◑) und 30° C (○). Eingezeichnet sind die Mittelwerte von mindestens 5 Messungen an jeweils 2 Tieren im Vergleich zu den bei 26° C UT (Normalbedingungen) ermittelten Werten (●) (Mittelwerte von 5 Tieren) in Abhängigkeit von der UT.

paßten Tiere mit der höchsten Stoffwechselsteigerung, während die gleichen Tiere bei Umgebungstemperaturen über 35° C die niedrigsten Werte aufwiesen.

Thermoregulatorisches Verhalten

Bei Kälte nehmen Galagos eine charakteristische Körperhaltung ein: Kopf und Arme werden an den Bauch gezogen, die Beine dem Körper seitlich angelegt und die Ohrmuscheln eingefaltet. Der Schwanz wird nach vorne um den Kopf gelegt. In dieser Stellung gleichen die Tiere durch ihr dichtes Fell einer wolligen Kugel [2]). Sie bieten so der kalten Umgebung eine möglichst kleine Oberfläche (Abb. 6). Kältezittern war bei allen Belastungsversuchen mit Temperaturen unter 15° C an der Körperoberfläche spürbar.

Auch bei Hitzebelastung (35–40° C UT) reagieren die Tiere mit spezifischem thermoregulatorischem Verhalten. Ihre Möglichkeiten, überschüssige Wärmelast abzugeben, sind jedoch gering. Bei 35° C UT wird der Senegalgalago, bei 37 bzw. 40° C UT der Moholi- und der Zwerggalago (unter den gegebenen Versuchsbedingungen) unruhig. Die Tiere strecken sich so weit als möglich und suchen mit Hand- und Fußflächen Kontakt zu kühleren Unterlagen. Die Ohrmuscheln werden weit abgestreckt, und ihre Blutgefäße erweitern sich stark. Bei steigender Hitzebelastung folgt ein Einspeicheln der Extremitäten und des Kopfes und ein Belecken der stark hervortretenden Geschlechtsorgane (Männchen und Weibchen). Zuletzt ist auch „Harnwaschen" zu beobachten [3]).

Das dichte, gut isolierende Fell und die geringe Zahl (vermutlich funktionsloser) Schweißdrüsen (Yasuda et al. 1961; Montagna et al. 1963; Machida et al. 1965; Hiley 1976) verhindern eine rasche Abgabe der angestauten Wärmelast. Überschüssige Wärme kann somit nur über die Atemwege und über die fellfreien Oberflächen (Nase, Ohren, Hand- und Fußflächen) abgegeben werden. Diese Mechanismen sind jedoch bei starker Hitze unzureichend; die Tiere geraten bald in Hyperthermie. Dies zeigt sich deutlich durch den relativ raschen Anstieg der Rektaltemperatur. Bei Umgebungstemperaturen um 35° C stieg die KT des Senegalgalagos nach etwa 2 Stunden von 35,4 auf 38,6° C an. Beim Moholigalago stieg die Körpertemperatur bei einer UT von 37° C innerhalb von 5 Stunden auf 40,8° C. Den höchsten Wert erreichte der Zwerggalago (nach 6 Stunden bei 40° C UT) mit 41,9° C. Auch die Atemfrequenz erhöhte sich mit steigender UT: ähnlich wie beim

[2]) Sauer (1974) beschreibt, daß Galagos unter natürlichen Kältebedingungen auch gruppenweise in einem Nest schlafen.

[3]) Diese Verhaltensweise ist auch von anderen Primaten bekannt *(Cebus apella, Saimiri, Loris tardigradus)*; die Bedeutung des Harnwaschens ist jedoch umstritten (Eibl-Eibesfeld 1953; Ilse 1955; Nolte 1958; Sauer 1963; Schmidt & Seitz 1967; Welker 1973).

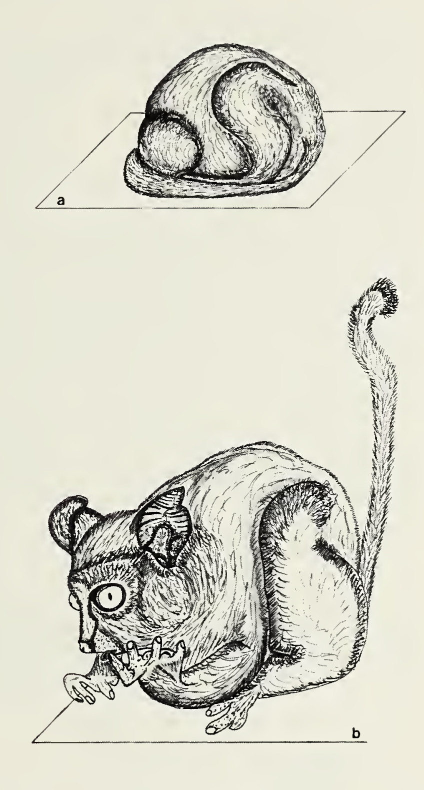


Abb. 6: (a) Kugelstellung eines schlafenden Moholi-Galagos bei 10° C UT (gezeichnet nach einer Photographie). (b) Moholi-Galago beim Einspeicheln der Hände als Reaktion auf Hitze (UT 37° C) (gezeichnet nach einem Photo).

Riesengalago (Hiley 1976) stieg die Atemfrequenz bei den 3 untersuchten Formen von 40–80 Atemzügen/Minute unter Hitzebelastung auf etwa 150–180 Atemzüge/Minute an. In ihrem natürlichen Lebensraum entgehen die Buschbabies den täglichen Hitzebelastungen, indem sie Laubnester oder Höhlen mit einem gemäßigten Mikroklima aufsuchen.

Ontogenese der homoiothermen Stoffwechselreaktion

Während der Untersuchungen konnten 2 Paare der Moholigalagos zur Fortpflanzung gebracht werden. In Tab. 2 sind alle Daten der im Labor geborenen Galagos zusammengestellt. Die Geburtsdaten zeigen 2 deutlich trennbare Fortpflanzungsperioden im Spätherbst und im Frühjahr. Die Abstände zwischen zwei Würfen betragen 6–9 Monate und entsprechen damit der Verteilung der Regenzeiten im natürlichen Lebensraum (Doyle et al. 1971).

Tabelle 2: Übersicht über die im Labor geborenen Moholigalagos.

Eltern	Geburtsdatum	Wurfgröße	Geschlecht	Tier-Nr.	Geburtsgewicht (g)
Nr. 2 (♀) Nr. 3 (♂)	17. 2. 1975	Zwillinge	♂ ♂	10 11	13,0 12,6
	25. 11. 1975	Zwillinge (Frühgeb.)	♂ ♂	13 14	7,5 7,1
	23. 5. 1976	Einzelj.	♀	16	14,8
Nr. 5 (♀) Nr. 6 (♂)	3. 3. 1975	Einzelj.	♂	12	14,6
	10. 12. 1975	Einzelj.	♂	15	13,7
	6. 6. 1976	Zwillinge	♂ ♂	17 18	11,2 11,6

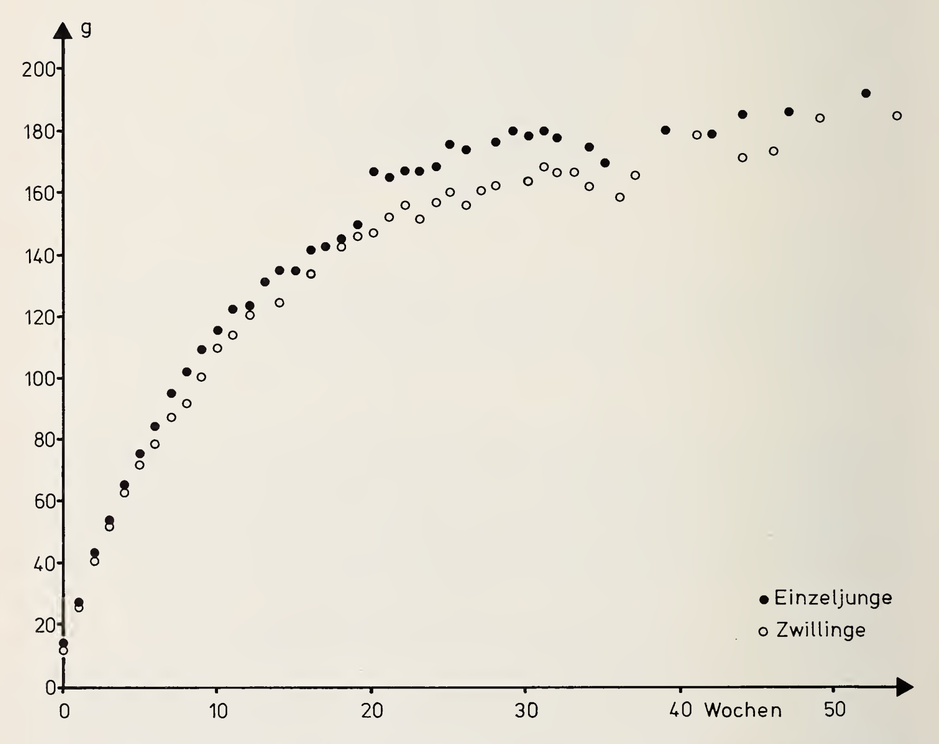


Abb. 7: Die Entwicklung des Körpergewichts im ersten Lebensjahr von Moholi-Galago-Jungen. Eingetragen sind die Mittelwerte von 3 Tieren (Einzeljunge) bzw. 4 Tieren (Zwillinge).

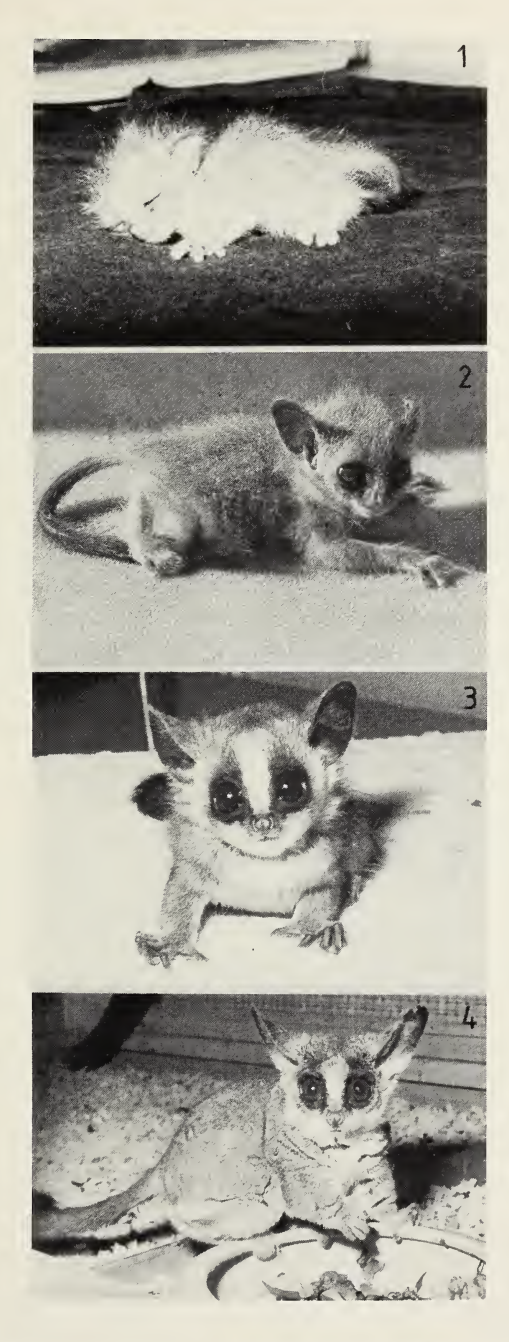


Abb. 8: *Galago senegalensis moholi* in verschiedenen Altersstufen. 1: 0. Lebenstag, 2: 12. Lebenstag, 3: 28. Lebenstag, 4: adult.

Die neugeborenen Galagos entsprechen nach ihrem Verhalten und ihrer Entwicklung dem Typ der „Nesthocker". Ihr Rücken und ihre Flanken sind nur spärlich behaart, die Bauchseite ist nackt. Das Geburtsgewicht der Moholigalagos betrug im Mittel 12,1 g (11,2–13,0 g) bei Zwillingsgeburten und 14,4 g (13,7–14,8 g) bei Einzelgeburten. Dies entspricht 8 % bzw. 9 % des mittleren Adultgewichtes.

In den ersten 6 Wochen erfolgte ein rasches Wachstum (Abb. 8). Bis zum 8. Lebenstag hatten die Zwillinge ihr Anfangsgewicht bereits verdoppelt. Nach der 5. Woche erreichten sie 45 % und in der 12. Lebenswoche 75 % des mittleren Adultgewichtes (156 g). Die Gewichtsentwicklung der Einzeljungen verlief erwartungsgemäß etwas schneller. Sie hatten ihr Geburtsgewicht bereits am 7. Lebenstag verdoppelt, erreichten in der 5. Woche 45 % und in der 11. Woche 75 % des mittleren Adultgewichtes. Die Zwillinge erreichten den Adultwert erst nach 25 Lebenswochen, die Einzeljungen dagegen etwa 4 Wochen früher.

Das Wachstum der Extremitäten, des Schwanzes und des gesamten Körpers wurde ermittelt (Abb. 9). Mit einer durchschnittlichen Länge von 5 cm ist der Schwanz bereits am Tag der Geburt um etwa 0,5 cm länger als der Körper. Nach 118 Tagen ist er auf durchschnittlich 24 cm Länge gewachsen und übertrifft den Körper um etwa 10 cm. Der Schwanz ist für die Fortbewegung wichtig; er dient dem Buschbaby beim Sprung als Steuerorgan. Sein rasches Wachstum ist dadurch ver-

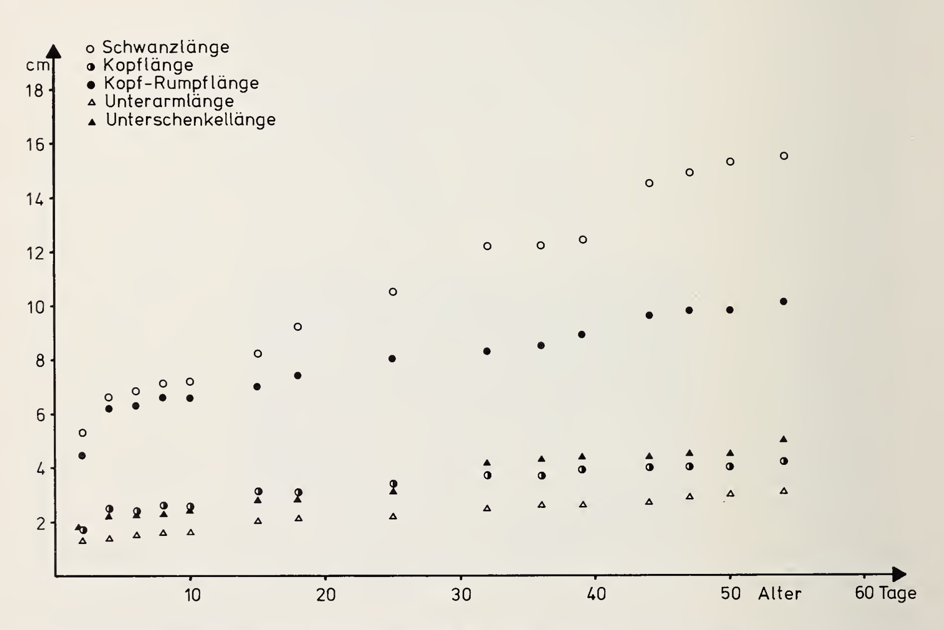


Abb. 9: Wachtstumsverhältnisse bei *Galago senegalensis moholi* während der postnatalen Entwicklung. Eingetragen sind die Mittelwerte aller 7 Jungen.

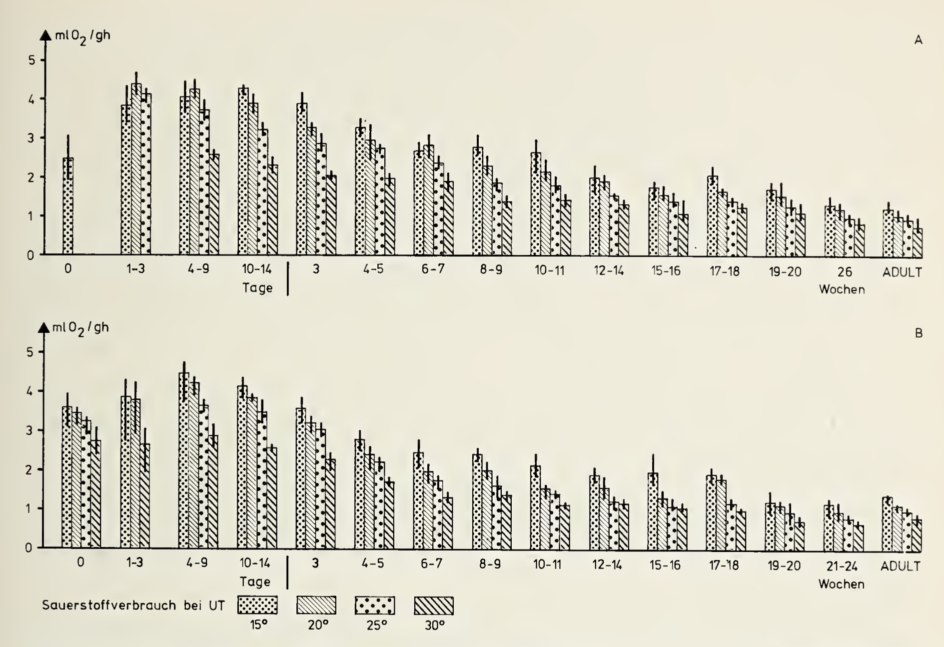


Abb. 10: O_2-Verbrauch von *G. s. moholi* in Abhängigkeit von Alter und UT. Eingetragen sind die Mittel- und Extremwerte (Auswertung über die gesamte Versuchsdauer von 30 Minuten in jedem Bereich der UT). A: Zwillinge (2 Tiere), B: Einzeljunge (2 Tiere).

ständlich. Das ungleiche Wachstum von Unterarm und Unterschenkel steht im Zusammenhang mit der Spezialisierung der Hinterbeine zur bipeden, springenden Fortbewegungsweise.

Da die Temperaturregulation mit der Fähigkeit zur Stoffwechselsteigerung unter Kältebelastung in enger Beziehung steht, wurde bei 4 Jungen (2 Zwillinge und 2 Einzeljunge) mit fortschreitendem Alter der Sauerstoffverbrauch bei verschiedenen Umgebungstemperaturen (15, 20, 25 und 30° C) ermittelt (Abb. 10). Jeder Versuch dauerte 30 Minuten. Zwischen 2 Versuchen lag jeweils eine Ruhepause von 30 bis 45 Minuten. In dieser Zeit wurden die Jungen zu ihren Eltern in das Nest zurückgebracht. Körpertemperatur und Körpergewicht wurden vor und nach jedem Versuch bestimmt.

Vom 1. bis 3. Lebenstag liegt der Sauerstoffverbrauch bei allen Umgebungstemperaturen höher als am Tag der Geburt. Die homoiotherme Stoffwechselreaktion auf Umgebungstemperaturen zwischen 15 und 25° C ist stets ausgeprägt. Die höchsten Werte liegen bei 4,5 ml $O_2/g \cdot h$. Im Verlauf der folgenden Wochen verringert sich die Stoffwechselreaktion fortlaufend. Nach 15 Wochen ist sie um mehr als 50 % reduziert. Dies geht in erster Linie auf die Verminderung der Wärmeabgabe pro Gewichtseinheit und die zunehmend verbesserte thermische Isolation zurück. Das am Anfang noch

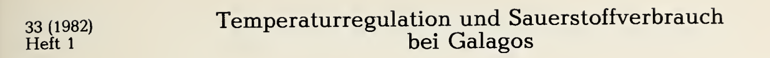
ungünstige Oberflächen-Volumen-Verhältnis ändert sich mit dem Wachstum zugunsten des Volumens. Zwischen der 3. und 4. Lebenswoche beginnt das Fellwachstum, und nach 6–8 Wochen ist das Junge völlig behaart. Vergleicht man die Unterschiede im Sauerstoffverbrauch bei 25° C und bei 20° C UT, so zeigt sich eine Verringerung von der 4. Lebenswoche an. Die Differenz zwischen 25° C und 30° C UT wird dagegen erst nach der 16. bzw. 12. Woche sehr klein. Beides deutet auf eine Ausdehnung der thermischen Neutralzone in Richtung auf niedere Temperaturen hin. Der durchschnittliche Adultstoffwechsel im Bereich der TNZ (0,77 ml O_2/g · h) wird von den Zwillingen nach 26 Lebenswochen, von den Einzeljungen schon zwischen der 19. und 20. Woche erreicht.

Die jungen Galagos zeigen bis zum Alter von ca. 20 Tagen noch keinerlei thermoregulatorisches Verhalten. Erst von der 3.–4. Lebenswoche an beginnen sie, ihre Körperhaltung entsprechend der Umgebungstemperatur zu verändern, und ab der 12. Woche ist das temperaturregulatorische Verhalten nicht mehr von dem der Erwachsenen zu unterscheiden. Dies entspricht der Entwicklungsstufe, in der die Galagomutter aufhört, das Junge zu säugen (Lowther 1940).

Berücksichtigt man nur die in völliger Ruhe gemessenen minimalen Stoffwechselwerte bei 30° C UT, so zeigt sich ein stetiger Abfall schon vom 5. Lebenstag an (2,4 ml O_2/g · h) bis zum 140. Tag (0,6 ml O_2/g · h). In Abb. 11 sind diese Werte mit den nach Kleiber (1961) errechneten gewichtsspezifischen Erwartungswerten für den Sauerstoffverbrauch verglichen. Die minimalen Stoffwechselwerte liegen danach bis zur 9. (bei Einzeljungen) bzw. 11.–12. (bei Zwillingen) Lebenswoche noch oberhalb der durch die Formel gegebenen Geraden. Zwischen der 10. und 12. Woche wird die Gerade erreicht und sogar unterschritten, bis sich schließlich das Niveau der adulten Tiere einstellt.

Körpertemperatur der jungen Galagos bei Kältebelastung

Trotz der intensiven Steigerung der Wärmebildung gelingt es den relativ großen neugeborenen Galagos (Körpergewicht der Neugeborenen : Adultgewicht = 1 : 12) in den ersten Lebenstagen nicht, die Wärmeverluste bei Umgebungstemperaturen von 25 und 15° C zu decken. Unmittelbar nach Entnahme aus dem Schlafkasten beträgt die Rektaltemperatur der Neugeborenen 33,4–35,4° C. Schon in 5 Minuten sinkt ihre KT auf 32° C ab (UT 25° C). In Abb. 12 ist die Auswirkung einer 30minütigen Kälteexposition (UT 15° C) auf die Rektaltemperatur der jungen Galagos in Beziehung zum Alter dargestellt. Auffallend ist der starke Temperaturrückgang bei den Zwillingen (A + B) am 0. Lebenstag. Die maximale Temperaturdifferenz betrug hier 8° C bzw. 5,5° C beim Einzeljungen (C). Bis zum Ende der 2. Lebenswoche verringert sich die Differenz. Im Alter von etwa 4 Wochen sind die Jungen



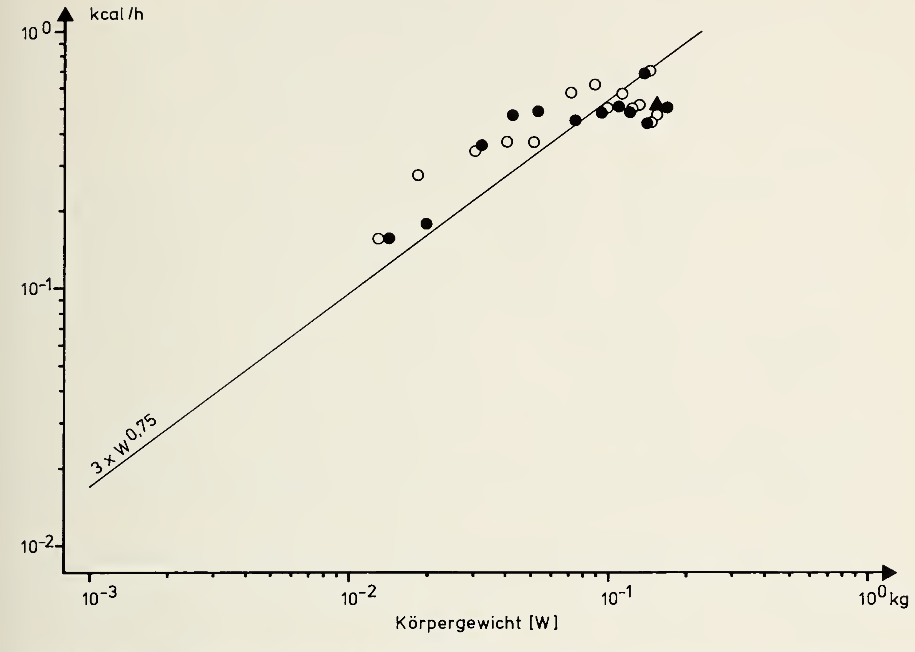



Abb. 11: Minimale Wärmeproduktion bei 30° C UT im Verlauf der postnatalen Entwicklung im Vergleich zu dem auf der Geraden liegenden Erwartungswert (Kleiber 1961). Eingetragen sind die Mittelwerte für Zwillinge (○) und Einzeljunge (●) (je 2 Tiere). ▲ = Adultwert.

in der Lage, ihre Körpertemperatur auch bei Kälte konstant zu halten und sogar zu erhöhen. Das Einzeljunge kann auf Grund seines schnelleren Wachstums etwa 1 Woche früher seine KT bei 15° C UT konstant halten. Die Beobachtungen ergaben, daß Mutter und Kind ca. 3 Wochen lang eine thermoregulatorische Einheit bilden; nur bei Nacht verläßt die Mutter das Nest für kurze Zeit zur Nahrungsaufnahme.

Diskussion

Die Versuche haben gezeigt, daß die Galagos ihre Körpertemperatur in viel höherem Grade konstant halten als die Gruppe der Loris (Müller 1975, 1977, 1979). Ein Vergleich der Körpertemperaturen bei Galagidae und Lorisidae (Tab. 3) zeigt, daß die Galagos nicht nur eine höhere KT als die Loris haben, auch die Variation der KT ist bei ihnen geringer. Bei den Loris wird sie von der UT stark beeinflußt. Im Zusammenhang mit der Höhe der KT steht in beiden Familien sicherlich das Bewegungsverhalten: Lorisiden führen ihre Bewegungen langsam und bedächtig aus. Dagegen stehen die blitz-

Tabelle 3: Die Körpertemperaturen der Galagidae und Lorisidae.

Art	Meßwert	Rektaltemperatur (°C) Tag	Rektaltemperatur (°C) Nacht	Schwankung (°C)	Zitat
Galagidae: *G. s. senegalensis*	Mittel	36,0 ± 0,4	37,7 ± 0,2	1,7	vorliegende Arbeit
G. s. moholi	Mittel	36,8 ± 0,5	37,9 ± 0,4	1,1	vorliegende Arbeit
G. demidovii	Mittel	37,2 ± 0,3	37,8 ± 0,3	0,6	vorliegende Arbeit
G. senegalensis	extrem Mittel	36,2 —	38,2 37,1	2,0 —	Eisentraut 1961
G. crassicaudatus	Mittel	—	38,4 ± 0,1	—	Hiley 1976
G. crassicaudatus	Mittel	36,6 ± 0,5	37,7 ± 0,3	1,1	Müller & Jaschke 1980
Lorisidae: *Loris tardigradus*	normal extrem	34,5 32,7 – 35,9	35,8 35,4 – 36,6	1,3 3,9	Eisentraut 1961
Nycticebus coucang	extrem	28,4	36,6	8,2	Eisentraut 1961
Nycticebus coucang	normal extrem	35,1 30,7	36,5 36,8	1,4 6,1	Müller 1975, 1977
Nycticebus coucang	Mittel	—	34,8	—	Whittow et al. 1977
Perodicticus potto	Mittel extrem	— 32,2	33,7 35,2	— 3,0	Eisentraut 1961
Perodicticus potto	extrem	35,2 – 37,8	—	2,6	Hildwein 1975

schnellen Reaktionen der Galagos, die ihren Sprung auch aus der Ruhestellung heraus ausführen.

Der unter Laborbedingungen ermittelte Tagesverlauf der lokomotorischen Aktivität entspricht den von Sauer & Sauer (1963) im Freiland gemachten Beobachtungen. Danach suchen die Buschbabies in Südwestafrika ihre Schlafnester, die sie vorwiegend in dornigen Akazien und in Affenbrotbäumen anlegen (Sauer 1974), kurz vor der Morgendämmerung wieder auf. Der ermittelte Verlauf der Körpertemperatur dürfte somit auch unter natürlichen Bedingungen ausgeprägt sein.

In allen Versuchen, in denen die Galagos verschiedenen Temperaturbelastungen ausgesetzt wurden, zeigte sich ein hoher Grad an Homoiothermie.

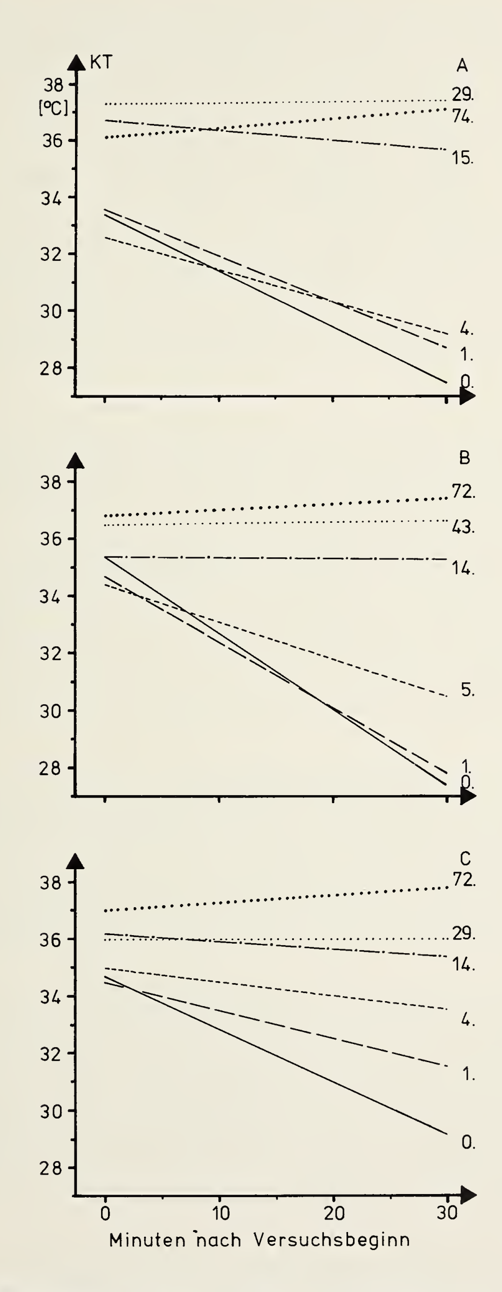


Abb. 12: Temperaturrückgang bei 3 jungen Moholigalagos nach Kälteexposition (30 Minuten bei 15°C UT) in Abhängigkeit vom Alter (Zahlen an den Kurven = Lebenstag). A und B: Zwillinge (Nr. 10 und 11), C: Einzeljunges (Nr. 12).

Kälteeinwirkung (bis 5° C UT) über 12 Stunden führte noch zu keiner wesentlichen Veränderung der KT. Torpor, wie er bei verschiedenen Makis bekannt ist (Weidholz 1932, Chevillard 1976), habe ich bei den Galagos niemals beobachtet. Die Aktionsbereitschaft der Buschbabies bleibt auch bei 5° C UT noch voll erhalten. Während hierbei die Rektaltemperatur nur geringfügig schwankt (0,2–0,4° C Ruhetemperatur), sinken die Oberflächentemperaturen vor allem der Extremitäten, der großen Ohrmuscheln und auch des Schwanzes beträchtlich ab (Tab. 4). Die exponierten Organe (Extremitäten, Schwanz) und die nackten Oberflächen (Ohrmuscheln, Nase) besitzen gegenüber der UT nur noch ein geringes Temperaturgefälle; die Oberfläche des mit einem dichten Haarkleid bedeckten Rumpfes bleibt dagegen gleichmäßig warm.

Tabelle 4: KT an verschiedenen Körperstellen nach Kältebelastung (12 Stunden bei 5 °C UT) bei 1 Senegal- und 3 Moholigalagos. Eingetragen sind die Mittelwerte aus 4 Versuchen je Tier.

	KT rektal	Nase	Ohr Mitte	Rücken Mitte	Bauch Mitte	Handfläche	Fußfläche	Schwanzwurzel
Senegalgalago	37,2	21,8	32,6	36,9	36,4	26,4	24,9	20,9
Moholigalago	36,7	21,8	31,6	36,2	36,2	24,9	27,5	22,8

Eine wichtige Rolle bei der Regulation der KT spielen auch spezifische Verhaltensweisen: Unter kühlen Umgebungsbedingungen nehmen die Tiere nicht nur eine „Kugelstellung" ein, sondern legen sich in ihren Schlafhäuschen, wie unter Freilandbedingungen (Sauer & Sauer 1963), in Gruppen eng zusammen. Dieses Verhalten zeigen auch die Zwerggalagos. Das dicke Fell stellt wie bei den Loris einen wirksamen Schutz gegen Auskühlung dar.

Gegenüber Hitzebelastungen reagieren Galagos ebenfalls mit typischen Körperhaltungen: Sie strecken sich auch in der Ruhelage soweit als möglich und schaffen dadurch optimale Bedingungen für die Wärmeabgabe. Ihre Schweißdrüsen sind wahrscheinlich funktionslos (Yasuda 1961); auch nach Infrarotbestrahlung ist keine Schweißabsonderung zu bemerken (Hiley 1976). Galagos müssen deshalb bei hohen Umgebungstemperaturen überschüssige Körperwärme vor allem evaporativ über die Atemwege abführen.

Nach Untersuchungen an zahlreichen tropischen Säugetieren und Vögeln stellten Hildwein & Goffart (1975) die Frage nach einer adaptiven Senkung des Energiestoffwechsels in der Tropenzone. Dies steht im Gegensatz zu der Auffassung, wonach der Minimalstoffwechsel der Homoiothermen

Tabelle 5: Basalstoffwechsel (Minimalstoffwechsel), thermische Neutralzone und Stoffwechsel-Differenz gegenüber dem gewichtsspezifischen Erwartungswert bei Galagidae und Lorisidae.

Art	Gewicht (g)	Ruhestoffwechsel (kcal/h)	TNZ bzw. Meß-temperatur (°C)	Differenz zum Erwartungswert*) (%)	Zitat
Galagidae:					
G. s. senegalensis	275	0,93	28–34	− 18	vorliegende Arbeit
G. s. moholi	156	0,57	28–35	− 24	vorliegende Arbeit
G. demidovii	68	0,30	30–35	− 26	vorliegende Arbeit
G. demidovii	68	0,76	30	+ 40	Hildwein 1972
G. demidovii	68	0,30	30	− 26	Hildwein 1972
G. demidovii	47	0,22	31	− 29	Hildwein 1972
G. crassicaudatus	900–1020	1,97	25–31	− 29	Müller & Jaksche 1980
Euoticus elegantulus	270	0,87	30	− 23	Hildwein 1972
Euoticus elegantulus	253	1,20	28	+ 11	Hildwein 1972
Lorisidae:					
Nycticebus coucang	1300	1,43–1,52	26–33	− 60	Müller 1975, 1977
Nycticebus coucang	427–786	0,73	31–37	− 65	Whittow et al. 1977
Perodicticus potto	1020	1,73	25–29	− 43	Hildwein & Goffart 1975
Perodicticus potto	830	1,31	27	− 50	Hildwein 1972
Perodicticus potto	1088	1,62	30	− 49	Hildwein 1972
Arctocebus calabarensis	215	0,83	28	− 22	Hildwein 1972
Arctocebus calabarensis	197	0,69	30	− 42	Hildwein 1972

*) Erwartungswert nach der Formel: $3 \times W^{0,75}$ kcal/h (Kleiber 1961).

allein eine gewichtsspezifische Relation besitzt (Scholander et al. 1950). Inzwischen gibt es jedoch eine Reihe von Ausnahmen in verschiedenen Säugetierordnungen (Faultiere, Schuppentiere, *Procavia*, Carnivora, Prosimiae).

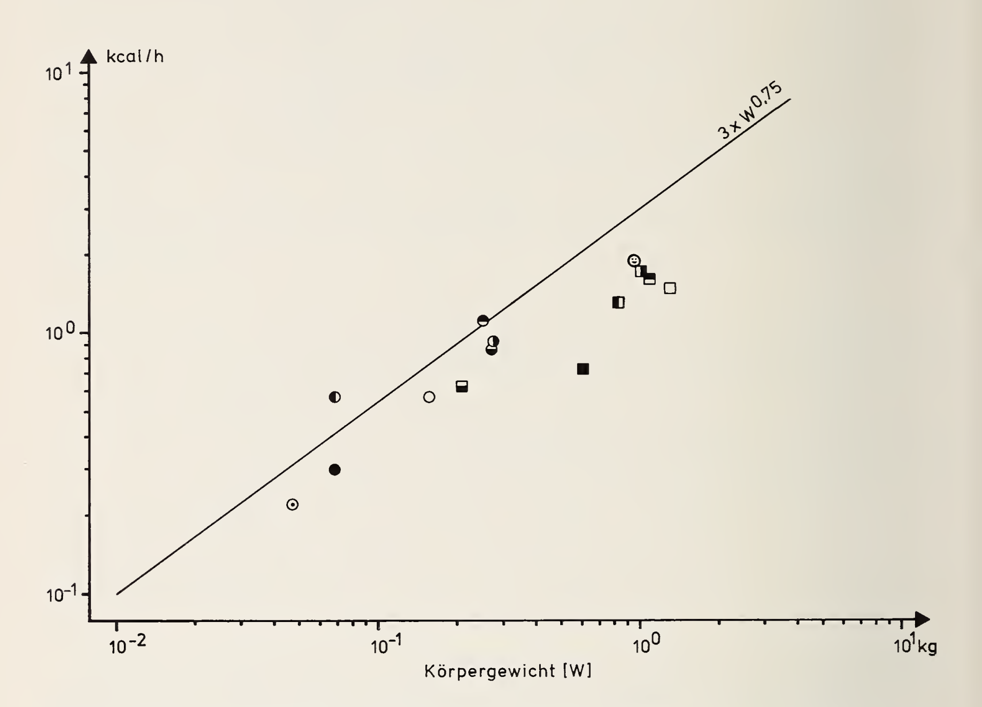


Abb. 13: Der minimale Ruhestoffwechsel verschiedener Prosimiae im Vergleich zum Erwartungswert (Kleiber 1961: 3 × $W^{0,75}$ kcal/h).

Galagidae:

◑ *G. s. senegalensis* (vorliegende Arbeit)
○ *G. s. moholi* (vorliegende Arbeit)
● *G. demidovii* (vorliegende Arbeit) (Hildwein 1972)
◐ *G. demidovii* (Hildwein 1972)
⊙ *G. demidovii* (Hildwein 1972)
◒ *Euoticus elegantulus* (Hildwein 1972)
◓ *Euoticus elegantulus* (Hildwein 1972)
☺ *G. crassicaudatus* (Müller & Jaksche 1980)

Lorisidae:

□ *Nycticebus coucang* (Müller 1975, 1977)
■ *Nycticebus coucang* (Whittow et al. 1977)
◨ *Perodicticus potto* (Hildwein & Goffart 1975)
◧ *Perodicticus potto* (Hildwein 1972)
⬒ *Perodicticus potto* (Hildwein 1972)
⬓ *Arctocebus calabarensis* (Hildwein 1972)

Nach den bisher vorliegenden Daten (Tab. 5) gilt bei allen Vertretern der Lorisidae eine erhebliche Stoffwechselreduktion als sicher. Bei den Plumploris liegt vermutlich der niedrigste Stoffwechsel unter allen homoiothermen Säugetieren mit nur 40 % des Erwartungswertes vor (Müller 1975, 1977, 1979; Whittow et al. 1977). Demgegenüber liegen die entsprechenden Werte der Galagos in einer Größenordnung von 70–80 % der Erwartungswerte. Die von Hildwein (1972) als Ausnahmen angeführten erhöhten Stoffwechselraten könnten auf eine Erregung der Versuchstiere zurückzuführen sein. Die von Perret (1978) festgestellte Erhöhung des Basalstoffwechsels von *G. demidovii* um 17,5 % gegenüber dem Erwartungswert wurde bei Umgebungstemperaturen von 25–26° C ermittelt. Die vorliegenden Untersuchungen ergaben jedoch eine TNZ von 28–35° C, so daß die erhöhten Werte bereits eine Stoffwechselreaktion und nicht mehr den Basalstoffwechsel darstellen. Die durchschnittliche Stoffwechselerniedrigung beträgt bei den Galagos somit 20–30 %. Der energetische Vorteil einer solchen Stoffwechselreduktion in der Ruhephase (in Verbindung mit einem dicken Fell und möglicherweise mit erniedrigter KT) liegt auf der Hand. Eine ganze Reihe tropischer Säugetiere verfolgt diese Strategie (Müller 1975, 1977, 1979, Müller & Kulzer 1978, Müller & Jaksche 1980, Chevillard-Hugot et al. 1980). Im Gegensatz zu den Loris ist für die Galagos, die stets in der Lage sind, rasche Bewegungen auszuführen, sei es zur Flucht oder zum Fang schneller Beute, eine Stoffwechselreduktion in der Größenordnung von 50 % undenkbar. Galagos und Loris sind unter diesem physiologischen Gesichtspunkt klar verschieden. Dies gilt auch für den hauptsächlich in den tropischen Wäldern lebenden Zwerggalago.

Eisentraut (1961) hat allein aus den Messungen der Körpertemperatur bei Galagos und Loris den Schluß gezogen, daß es hier zwei von der Evolution her verschiedene Grade an Homoiothermie gibt: Er bezeichnete Pottos, Plump- und Schlankloris als „niedere" Warmblüter mit einer noch unvollkommenen Temperaturregulation, die Galagos dagegen als „höhere" Warmblüter mit guter Temperaturregulation. Daß es sich um zwei in ihrem Wärmehaushalt abgrenzbare Gruppen handelt, läßt sich auch an Hand der Stoffwechselmessungen und deren Relation zu den Erwartungswerten belegen. Die Unterschiede innerhalb der untersuchten Galagidae sind dabei so gering, daß noch keine speziellen Anpassungen an die bewohnten Biotope zu erkennen sind.

Ein Hinweis auf die evolutive Position der beiden Familien war vom Standpunkt ihres Wärmehaushaltes eventuell in der postnatalen Entwicklung der Temperaturregulation zu erwarten. Neugeborene Galagos entsprechen mit ihrem Körpergewicht etwa 8–9 % des Adultgewichts. Beim Plumplori beträgt diese Relation etwa 3 % (Müller 1977). Neugeborene Galagos reagieren auf niedere Umgebungstemperaturen (15–25° C) bereits mit einer

intensiven Steigerung des Sauerstoffverbrauchs, die aber noch nicht ausreicht, um die Körpertemperatur konstant zu halten. Ihre thermische Isolation ist noch sehr gering, ein thermoregulatorisches Verhalten fehlt. Erst im Verlauf von 4 Wochen bleibt die KT unter den gegebenen Bedingungen stabil (Dobler 1976, 1978). Ein Vergleich mit einem neugeborenen Plumplori ist möglich (Müller 1977). Bei beiden Arten konnten die Neugeborenen den O_2-Verbrauch bereits um 30 % erhöhen. Das bedeutet, daß beide Arten schon am Tag ihrer Geburt über die homiotherme Stoffwechselreaktion verfügen. Den kennzeichnenden Unterschied zeigen erst die adulten Tiere: Während die Loris auf niedere Umgebungstemperaturen mit einer starken Auskühlung der Körperschale reagieren können (Müller 1979), halten Galagos Körperkern und -schale auf annähernd gleichem Temperaturniveau. Dieser Unterschied steht sicherlich im Zusammenhang mit dem unterschiedlichen Basalstoffwechsel in den beiden Familien.

Danksagung

Herrn Prof. Dr. E. Kulzer danke ich für die Überlassung des Themas, für sein Interesse an der Arbeit und die kritische Durchsicht des Manuskriptes.

Für zahlreiche Hilfen danke ich Dr. H. Weigold, Dr. E. Müller und W. Pysik.

Zusammenfassung

Galagos zeigen einen ausgeprägten Tagesgang der Körpertemperatur. Die Rektaltemperatur eines Senegalgalagos beträgt während der Ruhephase am Tag 36,0 ± 0,4° C, bei Moholigalagos 36,8 ± 0,5 und bei Zwerggalagos 37,2 ± 0,3° C. Während der Aktivitätsphase steigt sie entsprechend auf 37,7 ± 0,2, 37,9 ± 0,4 und 37,8 ± 0,3° C. Die Schwankungsbreite ist bei allen Galagos im Vergleich zu den Lorisidae gering. Die thermische Neutralzone des Senegalgalago reicht von 28 bis 34° C (0,72 ml O_2/g · h), des Moholi-Galago von 28 bis 35° C (0,77 ml O_2/g · h) und des Zwerggalago von 30 bis 35° C (0,93 ml O_2/g · h). Die ermittelten Basalstoffwechselraten liegen 18, 24 und 26 % unter den gewichtsspezifischen Erwartungswerten. Der Sauerstoffverbrauch steigt bei fallender UT beim Senegalgalago um 0,04, beim Moholigalago um 0,05 und beim Zwerggalago um 0,065 ml O_2/g · h · ° C. Die Anstiegsraten betragen 66 %, 63 % und 54 % der gewichtsspezifischen Erwartungswerte. Langfristige Temperaturanpassung an 20 und 30° C wirkt sich auf die mittlere KT, den Tagesgang der Körpertemperatur und den Sauerstoffverbrauch nur geringfügig aus. Das thermoregulatorische Verhalten ist ausgeprägt. Neugeborene Moholigalagos sind in den ersten 4 Lebenswochen nicht in der Lage, ihre KT konstant zu halten. Trotz Steigerung der Wärmeproduktion fällt ihre Körpertemperatur am Tag der Geburt bei 15° C UT innerhalb von 30 Minuten um 5,5–8° C ab. Schon vom Tag der Geburt an gibt es eine ausgeprägte homoiotherme Stoffwechselreaktion. Einzeljunge erreichen den mittleren Adultstoffwechsel in der 19.–20. Lebenswoche, Zwillinge in der 24.–26. Woche. Bis zum Alter von 3–4 Wochen zeigen Galagojunge keinerlei thermoregulatorisches Verhalten. Bis zur 12. Lebenswoche sind alle temperaturregulatorischen Verhaltensweisen ausgeprägt. Galagos erreichen innerhalb der Loriverwandtschaft den höchsten Grad an Homoiothermie.

Summary

Temperature regulation and oxygen consumption in Senegal- and Demidoff's Bushbabies *Galago senegalensis, G. (Galagoides) demidovii*

Temperature regulation was studied in *Galago senegalensis* and *G. demodovii.* The bush babies showed distinct nycthemeral variations in their rectal temperature. The thermo-neutral zone of *G. s. senegalensis* extends from about 28 to 34° C, that of *G. s. moholi* from 28 to 35° C and that of *G. demidovii* from 30 to 35 °C. The mean basal metabolic rates of *G. s. senegalensis* (0,72 ml O_2/g · h), *G. s. moholi* (0,77 ml O_2/g · h) and *G. demidovii* (0,93 ml O_2/g · h) were found to be 18, 24 and 26 % below the expected mass-specific values (Kleiber 1961). The minimal thermal conductances are only 54–66 % of the expected mass-specific values. Cooling and overheating is prevented by distinct and effective thermoregulatory behaviour. In spite of the intense increase of heat production in the first days of life, the large newborn lesser bush babies (8–9 % of adult body mass) are unable to compensate the heat loss at low ambient temperatures (15° C): as a consequence body temperature decreases. The metabolic reaction of newborn Galagos to ambient temperatures from 20 to 15° C is clearly developed. The temperature-regulating system already operates completely but with insufficient capacity. Within the Lorisiformes the Galagos attain the highest degree of homeothermy.

Literatur

Bearder, S. K. (1969): Territorial and intergroup behaviour of the lesser bushbaby, *Galago senegalensis moholi* (A. Smith), in semi-natural conditions and in the field. — Unpublished M. Sc. thesis, Witwatersrand Univ.

— & G. A. Doyle (1974): Field and laboratory studies of social organization in bushbabies (*Galago senegalensis*). — J. human Evol. 3: 37–50.

Chevillard, M.-Ch. (1976): Capacités thermorégulatrices d'un Lémurien malgache, *Microcebus murinus* (Miller 1777). — Diss., Paris.

Chevillard-Hugot, M.-Ch., E. F. Müller & E. Kulzer (1980): Oxygen consumption, body temperature and heart rate in the Coati (*Nasua nasua*). — Comp. Biochem. Physiol. 65 A: 305–309.

Depocas, F., & J. S. Hart (1957): Use of the Pauling oxygen analyzer for measurement of oxygen consumption of animals in open-circuit systems and in a short-lag, closed-circuit apparatus. — J. appl. Physiol. 10: 388–392.

Dobler, H.-J. (1976): Development of thermoregulation in the newborn Lesser Bushbaby (*Galago senegalensis moholi,* Smith 1839). — Experientia 32: 194.

— (1978): Untersuchungen über die Temperatur- und Stoffwechselregulation von Galagos (Lorisiformes: Galagidae). — Diss. Univ. Tübingen.

Doyle, G. A. (1974): Behaviour of Prosimians. — In: Schrier, A. M., & F. Stollnitz: Behaviour of nonhuman primates, Vol. 5. Academic Press, New York & London.

—, A. Andersson & S. K. Bearder (1971): Reproduction in the lesser bushbaby (*Galago senegalensis moholi*) under semi-natural conditions. — Folia primat. 14: 15–22.

Eibl-Eibesfeld, I. (1953): Eine besondere Form des Duftmarkierens beim Riesengalago *Galago crassicaudatus* E. Geoffroy, 1812. — Säugetierkdl. Mitt. 1: 171–173.

Eisentraut, M. (1961): Beobachtungen über den Wärmehaushalt bei Halbaffen. — Biol. Zbl. 80: 319–325.

Herreid, C. F., & B. Kessel (1967): The thermal conductance in birds and mammals. — Comp. Biochem. Physiol. 21: 405–414.

Hildwein, G. (1972): Métabolisme énergétique de quelques mammifères et oiseaux de la forêt équatoriale. — Arch. Sci. Physiol. 26: 379–400.

— & M. Goffart (1975): Standard metabolism and thermoregulation in a prosimian *Perodicticus potto*. — Comp. Biochem. Physiol. 50 A: 201–213.

Hiley, P. G. (1976): The thermoregulatory responses of the galago (*Galago crassicaudatus*), the baboon (*Papio cynocephalus*) and the chimpanzee (*Pan satyrus*) to heat stress. — J. Physiol. 254: 657–671.

Hill, W. C. O. (1953): Primates: Comparative anatomy and taxonomy. Vol. 1.: Strepsirhini. — Univ. Edingburgh Press.

Hoesch, W., & G. Niethammer (1940): Die Vogelwelt Deutsch-Südwest-Afrikas. — J. Orn. 88 (Sonderheft).

Ilse, D. R. (1955): Olfactory marking of territory in two young male loris, *Loris tardigradus lydekkerianus*, kept in captivity in Poona. — Brit. J. Anim. Behav. 3: 118–120.

Kleiber, M. (1961): The fire of life. — John Wiley and Sons, New York.

Lowther, F. d. L. (1940): A study of the activities of a pair of *Galago senegalensis moholi* in captivity, including the birth and postnatal development of twins. — Zoologica 25: 433–463.

Mc Nab, B. K. (1970): Body weight and energetics of temperature regulation. — J. exp. Biol. 53: 329–348.

Müller, E. F. (1975): Temperature regulation in the slow loris. — Naturwiss. 62: 140–141.

— (1977): Energiestoffwechsel, Temperaturregulation und Wasserhaushalt beim Plumplori (*Nycticebus coucang*, Boddaert 1785). — Diss. Univ. Tübingen.

— (1979): Energy metabolism, thermoregulation and water budget in the Slow Loris (*Nycticebus coucang* Boddaert 1785). — Comp. Biochem. Physiol. 64 A: 109–119.

— & H. Jaksche (1980): Thermoregulation, oxygen consumption, heart rate and evaporative water loss in the thick-tailed bushbaby (*Galago crassicaudatus* Geoffroy, 1812). — Z. Säugetierkd. 45: 269–278.

— & E. Kulzer (1977): Body temperature and oxygen uptake in the Kinkajou (*Potos flavus*, Schreber), a nocturnal tropical carnivore. — Arch. internat. Physiol. Biochim. 86: 153–163.

Nolte, A. (1958): Beobachtungen über das Instinktverhalten von Kapuzineraffen (*Cebus apella* L.) in der Gefangenschaft. — Behaviour 12: 183–207.

Perret, M. (1978): Variations in oxygen consumption of Demidoff's Bushbaby (*Galago demidovii*, Lorisidae, Primates) in captivity. — J. comp. Physiol. 126: 241–248.

Sauer, E. G. F. (1974): Zur Biologie der Zwerg- und Riesengalagos. — Z. Kölner Zoo 17: 67–84.

— & E. M. Sauer (1963): The South-West African bushbaby of the *Galago senegalensis* group. — J. S. W. Afr. sci. Soc. Windhoek 16: 5–36.

Schmidt, U., & E. Seitz (1967): Waschen mit Harn zum Zweck der Thermoregulation bei Totenkopfaffen (*Saimiri sciureus* L.). — Anthrop. Anz. 30: 167–165.

Scholander, P. F., V. Walters, R. Hock & L. Irving (1950): Body insulation of some arctic and tropical mammals and birds. — Biol. Bull. 99: 225–236.

Weidholz, A. (1932): Bemerkungen zum Sommerschlaf der Zwerglemuren. — Zool. Garten NF 5: 282–285.

Weigold, H. (1973): Jugendentwicklung der Temperaturregulation bei der Mausohrfledermaus, *Myotis myotis* (Borkhausen, 1797). — J. comp. Physiol. 85: 169–212.

Welker, C. (1973): Ethologische Bedeutung des Harnwaschens von *Galago crassicaudatus* E. Geoffroy, 1812 (Lorisiformes; Galagidae). — Folia primat. 20: 429–452.

— (1974): Verhaltensphysiologische Untersuchungen an *Galago crassicaudatus* E. Geoffroy, 1812 (Lorisiformes: Galagidae). — Diss. Univ. Gießen.

Whittow, G. C., C. A. Scammel, J. K. Manuel, D. Rand & M. Leong (1977): Temperature regulation in a hypometabolic primate, the slow loris (*Nycticebus coucang*). — Arch. intern. Physiol. Biochim. 85: 139–151.

Yasuda, K., T. Aoki & W. Montagna (1961): The skin of primates. IV. The skin of the lesser bushbaby (*Galago senegalensis*). — Amer. J. phys. Anthrop. 19: 23–33.

Anschrift des Verfassers: Dr. H.-J. Dobler, Abteilung Physiologische Ökologie am Institut für Biologie III (Lehrstuhl Zoophysiologie) der Universität, Auf der Morgenstelle 28, D 7400 Tübingen.